西北干旱区葡萄净光合速率变化及其影响因素

秦文华，张扬，朱永泰，徐聪，陈惠玲，朱高峰*

（兰州大学 资源环境学院，兰州 730000）

摘要：葡萄作为西北干旱区主要经济作物之一，认识其光合生产过程对种植栽培至关重要。为探究大田自然条件下葡萄光合生理特征及影响葡萄光合作用的主要影响因子，本研究于2019年6—9月份测定葡萄(品种：无核白)叶片光合作用及其生理生态因子日变化，采用通径分析方法分析各因子对叶片净光合速率的直接和间接作用，确定其主要影响因子。另外，在全天分时段模式下进一步分析葡萄叶片净光合速率对各生理生态因子的响应。研究结果表明：（1）葡萄叶片净光合速率日变化总体呈现先升高、后下降的单峰型曲线变化特征；（2）葡萄叶片净光合速率与光合有效辐射、饱和水汽压差、空气温度、气孔导度和蒸腾速率呈极显著正相关，与相对湿度和胞间CO_2浓度呈极显著负相关；（3）各月影响葡萄叶片净光合速率变化的主要决定因子6月、8月和9月为蒸腾速率，而7月为气孔导度；（4）6—9月的葡萄叶片净光合速率与空气温度、光合有效辐射、饱和水汽压差的响应均呈“迟滞回环”关系，与蒸腾速率、气孔导度呈良好的线性关系(R^2>0.85)，与胞间CO_2浓度呈指数函数关系(R^2=0.53)。研究表明，葡萄对西北干旱区环境具有较强的适应能力，可以通过控制蒸腾速率和气孔导度来优化管理并提高产量，但还需要考虑其他因子的直接和间接作用。

关键词：葡萄，净光合速率，生理生态因子，通径分析，迟滞回环

中图分类号：Q945　　　　**文献标识码：**A　　　　**文章编号：**202110004

Variation of net photosynthetic rate of grape and its influencing factors in arid area of Northwest China

QIN Wenhua, ZHANG Yang, ZHU Yongtai, XU Cong, CHEN Huiling, ZHU Gaofeng*

(*Lanzhou University College of Earth and Environmental Sciences*, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Grapes are one of the main economic crops in the arid area of Northwest China. Understanding its photosynthetic production process is very important for planting and cultivation. In order to analyze the physiological characteristics of grape photosynthesis and the main influencing factors affecting grape photosynthesis under natural conditions in the field, the daily variation of net photosynthetic rate of grape (variety: Seedless White) leaves and its daily variation of physiological and ecological factors in typical season of grape were measured from June to September in 2019. The path analysis method is used to analyze the direct and indirect effects of various factors on the net photosynthetic rate of grape leaves, and determine its main influencing factors. In addition, the response of the net photosynthetic rate of grape leaves to various physiological and ecological factors was further analyzed in the whole day time-phased mode. The results were as follows: (1) The daily variation of net photosynthetic rate of grape leaves showed a single peak pattern, which first increased and then decreased; (2) The net photosynthetic rate of grape leaves was positively correlated with photosynthetic active radiation,

基金项目：国家自然科学基金(41871078)；国家重点研发计划重点专项(2018YFC0406602) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (41871078); the National Key Research and Development Program of China (2018YFC0406602)]。

作者简介：秦文华(1996-)，硕士研究生，研究方向为生态水文，(E-mail)qinwh19@lzu.edu.cn。

***通信作者：**朱高峰，教授，研究方向为生态水文，(E-mail)zhugf@lzu.edu.cn。

vapor pressure difference, air temperature, stomatal conductance and transpiration rate, and negatively correlated with relative humidity and intercellular CO_2 concentration. Among them, the correlation coefficient with stomatal conductance and transpiration rate is the largest.; (3) The main determinant that affected the variation of net photosynthetic rate of grape leaves is the transpiration rate in July, August and September, and the stomatal conductance in June; (4) The net photosynthetic rate of grape leaves in each month showed a "hysteretic loop" relationship with ecological factors air temperature, photosynthetic active radiation, vapor pressure deficit, and a good linear relationship with physiological factors transpiration rate and stomatal conductance (R^2>0.85), and an exponential function relationship with intercellular CO_2 concentration (R^2=0.53). Studies have shown that grapes have a strong ability to adapt to the environment in the arid area of Northwest China. In cultivation, we can optimize management and increase yield by controlling transpiration rate and stomatal conductance, but the direct and indirect effects of other factors need to be considered.

Key Words: grape, net photosynthetic rate, physo-ecological factors, path analysis, hysteretic loop

光合作用是指植物利用光能，把吸收的 CO_2 和水转换为有机物，并释放 O_2 的过程，也是植物进行物质积累和生长生产的基本途径（许大全，1999；Long et al., 2010）。植物的光合作用受内外因子的共同作用影响，如光合有效辐射、饱和水汽压差、空气温度、大气相对湿度等生态环境因子及净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度等生理生化因子（马新等，2018；刘旻霞等，2020）。而净光合速率可作为表征植物光合作用的直接指标（刘济明等，2020），研究其与各生理生态因子的关系，对植物栽培管理具有重要意义（Lange et al.,1975）。

无核白葡萄又名"无籽露"，该品种最大的特点就是耐寒、耐热、耐旱，在日夜温差大的区域种植较为广泛（陶立强，20200），因此也成为了西北干旱区主要的经济作物之一。在政府的大力支持下，在敦煌无核白葡萄的种植历史已长达 60 多年，产业发展也得到了良好的扩大。现今，敦煌阳关区无核白葡萄有 1 333 hm^2，占据灌区耕地面积的 99%。据此，葡萄的丰收已经成为当地农民增加收入、改善生活的重要途径。然而，水资源的短缺一直是当地最突出问题。因此，深入了解该地区葡萄的光合作用机理，对干旱区葡萄田的节约用水和有效管理意义重大。现已有很多学者对水分胁迫（陈丽等，2011；王振兴等，2014；胡宏远等，2016；刘竞择，2020；孙聪等，2019）、高低温胁迫（刘海霞，2007；罗海波等，2010）和养分供应量不同（孙美等，2017）等控制条件下的葡萄光合作用特征进行了研究。然而，目前很少有人针对西北干旱区葡萄的主要生长季各月的叶片光合作用过程进行深入研究。

本研究以西北干旱区大田自然条件下的葡萄为试材，利用便携式光合作用—荧光测量系统 GFS-3000 测定其主要生长季 6—9 月的叶片光合作用及各生理生态因子，拟探讨以下问题：（1）揭示葡萄叶片光合作用日、月变化规律；（2）使用通径分析方法明确葡萄叶片净光合速率与各生理生态因子的关系；（3）分析葡萄叶片净光合速率与各生理生态因子之间的时滞效应。研究结果可为干旱区葡萄的科学栽培、有效管理和产量提高提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验地点位于甘肃省敦煌市西南部的南湖乡境内，地理坐标为 94°07′ E，39°53′ N，属于典型大陆性气候，暖温带干旱性气候区，降雨量少，蒸发量大，昼夜温差大，日照时间长。该区年均温度 9.6 ℃，最高气温达 38.3 ℃，最低气温为-22.1 ℃，年降水量仅 30.7 mm，而潜在蒸发量高达 2 486 mm，年日照时数 3 115~3 247 h，年总辐射量 5 903.4~6 309.5 MW·m^{-2}，

无霜期约 150 d。

1.2 试验设计

在 2019 年，选取试验区主栽葡萄品种“无核白”为试材，葡萄藤苗木的苗龄为 11 年，葡萄田为倾斜单篱架式，架高 2.5 m，株距为 1 m，行距为 3 m。葡萄田地的土壤 pH 值大约在 8 左右，土壤类型为灰钙荒漠土，土壤质地为沙壤土。常规管理措施包括每月一次的灌溉，开花前一周的剪枝，5 月初施入氮肥 370 kg·hm^{-2} 左右，6 月初施磷酸二铵约 400 kg·hm^{-2}，7 月追施复合肥 370 kg·hm^{-2}。

1.3 指标测定与方法

观测期为典型生长季 6-9 月，涵盖了葡萄的开花期（6 月 8 日-7 月 3 日）、浆果生长期（7 月 4 日-8 月 10 日）、浆果成熟期（8 月 11 日-9 月 15 日）和新梢成熟及落叶期（9 月 16 日-10 月 11 日）4 个生长时期。由于研究区为日照时数较长地区，所以观测时段为北京时间 06:00-22:00。在大田自然条件下，选取长势相同的 3 株葡萄藤做标记，在晴朗无云的 6 月 14 日、6 月 23 日、7 月 16 日、7 月 25 日、8 月 17 日、8 月 28 日、9 月 17 日和 9 月 23 日，对 3 株葡萄藤的冠层中部的 1 个叶片进行光合作用观测，观测时保持叶片自然生长角度不变。样叶选择冠层中部健康、成熟、平展、受阳光直射的叶片。使用便携式光合作用—荧光测量系统 GFS-3000，每 10 min 记录一次实时数据，测定的参数包括光合有效辐射(PAR)、饱和水汽压差(VPD)、空气温度(T_a)、大气相对湿度(RH)、净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(T)和胞间 CO_2 浓度(Ci)。

1.4 数据分析

通径分析是相关性分析和回归分析的拓展，可以对自变量和因变量的相关性进行直接作用和间接作用的分解（侍瑞等，2019；文强等，2019）。使用 IBM SPSS Statistics 25 中的线性回归实现通径分析，线性回归方程的标准系数为直接通径系数，间接通径系数为两个自变量的相关系数与间接变量的直接通经系数的乘积（杜家菊等，2010；杜鹃，2012）。决策系数可计算各自变量对因变量的综合作用，最终确定影响因变量的主要决定变量和限制变量（靳甜甜等，2011）。决策系数 $R^2(i)$的计算见式（1），式中 P_i 为自变量 i 的直接通径系数；r_{iy} 为自变量 i 与因变量 y 的相关系数。利用 Microsoft Excel 2010 整理观测数据，所有的作图均在 MATLAB R2018a 完成。

$$R^2(i) = 2P_i r_{iy} - {P_i}^2 \qquad (1)$$

2 结果与分析

2.1 不同月份葡萄叶片周围生态因子日变化

图 1 为 6—9 月选择晴朗无云天气情况下的葡萄叶片周围生态环境因子的日变化特征。PAR 呈现出先升高、再降低的日变化特征，6—9 月的日最大值均大于 1 300 μmol·m^{-2}·s^{-1}，其中 7、8 月份可以达到 1 800 μmol·m^{-2}·s^{-1} 左右。VPD 在一定程度上能反映 Ta 和 RH 的综合作用（杨泽粟等，2015），所以其变化曲线波动较大，6-9 月内各月的日平均值分别为 3.22、3.51、3.07、2.64 kPa。VPD 在日出和日落前后有较低值，且日落前后的 VPD 值明显高于日出前后。这主要归因于在干旱区，下午时段的温度比上午时段的高，且下午时段的空气湿度一般低于上午时段。T_a 的日变化曲线也是先升高、后降低，早晚温差较大。6—9 月内各月的日平均温度分别为 24.75、26.94、27.26、18.87 ℃。RH 则呈现出早晚高、午间低的单调谷型变化特征，最高值出现在日出和日落前后，各月的日平均值为 52.05 %、47.72 %、55.34 %、38.65 %。日进程中随着 PAR 和 T_a 的不断增大，RH 逐渐降低；在 PAR 和 T_a 较高的午间时段，RH 有较低值且平稳；而后又随着 PAR 和 T_a 的降低，RH 开始有所回升。

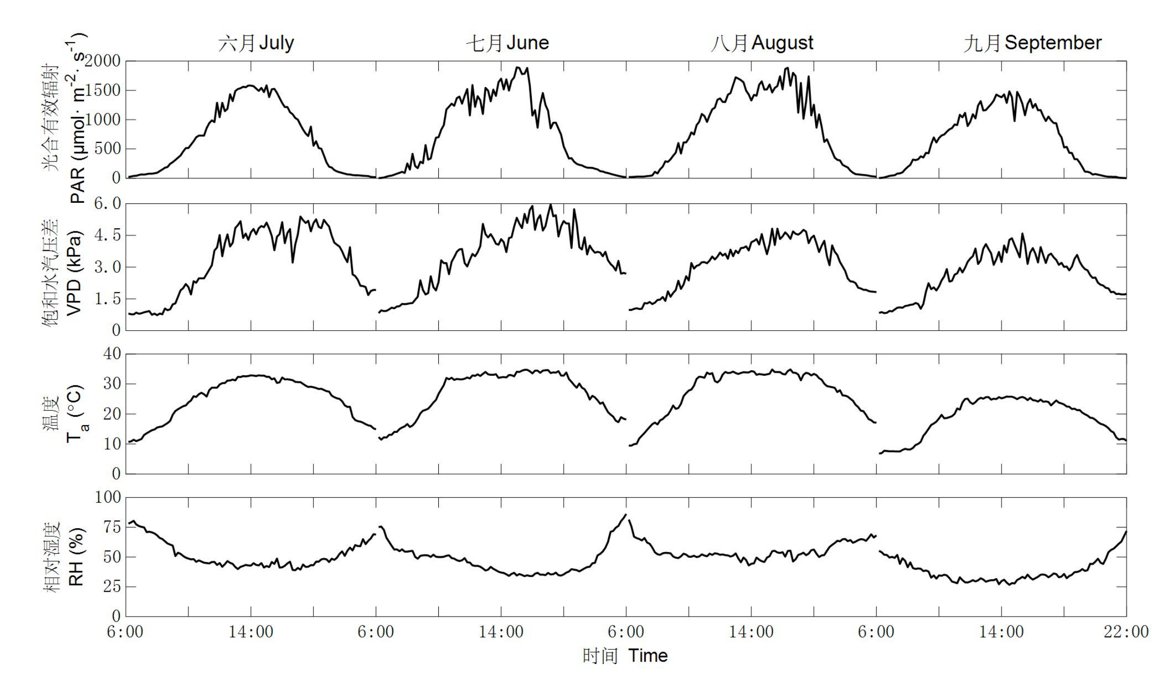


图 1 不同月份葡萄叶片周围光合有效辐射(PAR)、饱和水汽压差(VPD)、空气温度(T_a)和相对湿度(RH)的日变化

Fig.1 Daily variation of photosynthetic active radiation(PAR),vapor pressure deficit (VPD) , air temperature (T_a) and relative humidity (RH) around the grape leaves in different months

2.2 不同月份葡萄叶片生理因子日变化

图 2 表明，各月的葡萄叶片 Pn 日变化均呈单峰型曲线，具有上午升高、下午降低的特征。6 月和 8 月的 Pn 日峰值出现在约 14:00，分别为 13.99 μmol·m^{-2}·s^{-1} 和 20.41 μmol·m^{-2}·s^{-1}；7 月的 Pn 日峰值出现在 13:00，为 15.83 μmol·m^{-2}·s^{-1}；9 月的 Pn 日峰值出现在 12:00 左右，为 13.57 μmol·m^{-2}·s^{-1}，其日峰值排序为 8 月>7 月>6 月>9 月。从图 3 的月变化来看，8 月份的葡萄叶片 Pn 日峰值和平均值都明显高于其他月份，葡萄叶片 Pn 日平均值从大到小依次为 8 月（9.23 μmol·m^{-2}·s^{-1}）、7 月（7.41 μmol·m^{-2}·s^{-1}）、6 月（6.62 μmol·m^{-2}·s^{-1}）和 9 月（5.17 μmol·m^{-2}·s^{-1}）。各月的葡萄叶片 Pn 日变化峰值与平均值的变化趋势相同，大小排序也一致。6-9 月的葡萄叶片 Gs 日变化均为先升高、后降低的变化趋势，日峰值分别为 178.64、182.39、185.64、114.41 mmol·m^{-2}·s^{-1}，各月日平均值排序为 8 月(93.24 mmol·m^{-2}·s^{-1}) > 7 月（77.04 mmol·m^{-2}·s^{-1}）>6 月（71.26 mmol·m^{-2}·s^{-1}）>9 月（45.45 mmol·m^{-2}·s^{-1}）。Gs 日变化曲线的上午时段曲线斜率大于下午时段，说明上午升高的快，下午下降的较慢。T 日变化曲线与 Gs 日变化有相似的趋势，且升高快、下降较慢，各月日平均值排序为 7 月（2.63 mmol·m^{-2}·s^{-1})>6 月（2.38 mmol·m^{-2}·s^{-1}）>8 月（2.21 mmol·m^{-2}·s^{-1}）>9 月（1.53 mmol·m^{-2}·s^{-1}）。而 Ci 日变化与 Gs 和 T 的日变化曲线相反，为早晚具有较高值，午间有较低值且相对稳定，日变化曲线呈“U”字型。Ci 各月日平均值排序为 9 月（304.14 μmol·mol^{-1}）>8 月（272.78 μmol·mol^{-1}）>7 月（264.53 μmol·mol^{-1}）>6 月（248.53 μmol·mol^{-1}）。

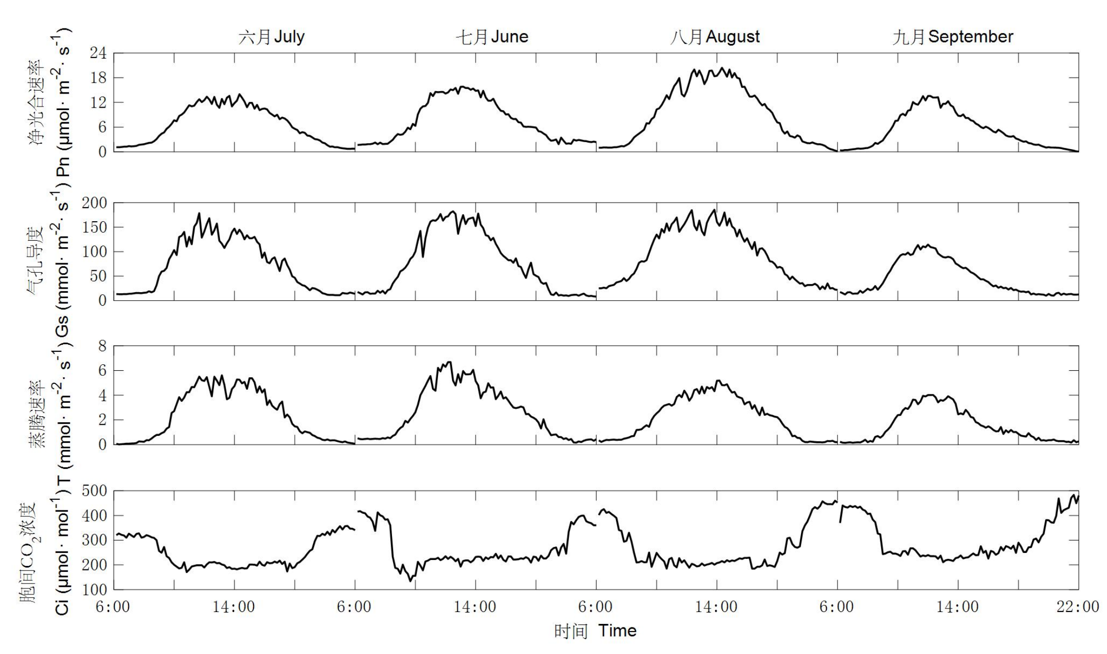


图 2 不同月份葡萄叶片净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(T)和胞间 CO_2 浓度(Ci)日变化

Fig.2 Daily variation of net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs) , transpiration rate (T) and intercellular CO_2 concentration (Ci) of grape leaves in different months

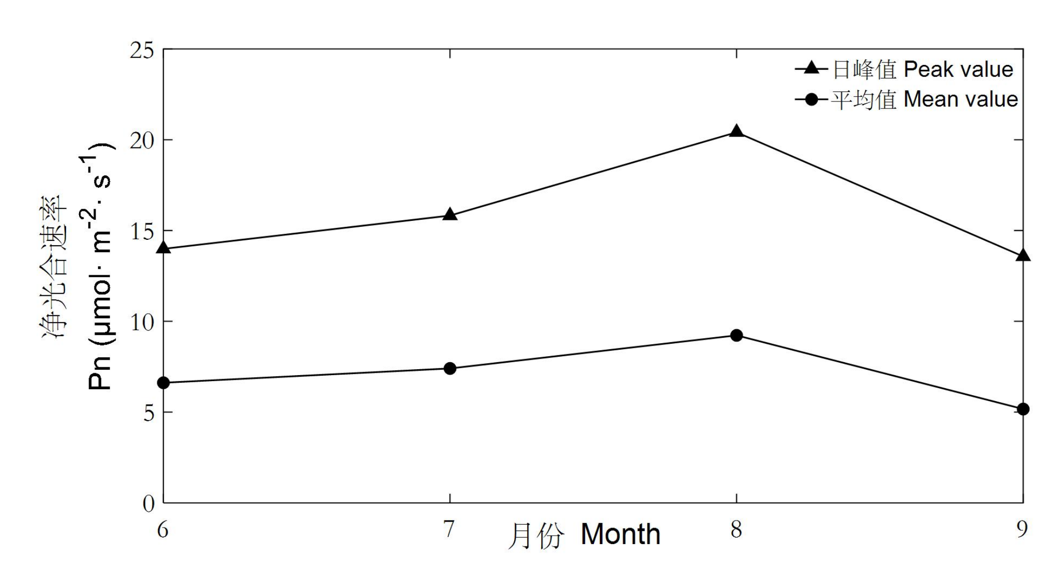


图 3 不同月份葡萄叶片净光合速率（Pn）日峰值和平均值

Fig.3 Daily peak values and mean values of net photosynthetic rate (Pn) of grape leaves in different months

2.3 葡萄叶片净光合速率与生理生态因子的通径分析

相关系数(r)可反映两变量之间相关性强弱。通常，| r |在 0.00~0.33 之间为低度相关，0.33~0.67 之间为中度相关，0.67~1 之间为高度相关。表 1 表明，6—9 月的葡萄叶片 Pn 与各生理生态因子 PAR、VPD、T_a、RH、Gs、T 和 Ci 等都在 0.01 水平上呈极显著中、高度相关关系，其中各月 PAR、VPD、T_a、Gs 和 T 与 Pn 呈正相关，RH 和 Ci 与 Pn 呈负相关。总的来看，Pn 与 T 和 Gs 的相关系数均达到 0.9 以上，其次为 T_a，再者为 PAR、RH、VPD 和 Ci。

从表 1 通径分析结果来看，在 6—9 月，各月生理生态因子对葡萄叶片 Pn 的直接通径

系数排序分别为：6 月，T>Gs>T_a>PAR>RH>VPD>Ci；7 月，Gs>T>VPD>PAR>Ci>RH>T_a；8 月，T>Gs>PAR>T_a>RH>Ci>VPD；9 月，T>Gs>T_a>PAR>Ci>RH>VPD。在各月，PAR、T 和 Gs 对 Pn 均产生直接正效应，这里 T 和 Gs 对 Pn 的直接作用大于其通过其他因子的间接作用和其他因子对 Pn 的直接作用，说明二者对 Pn 具有较大的促进作用。从表 1 还可以看出，有些因子对 Pn 的直接作用被其通过其他因子的间接作用所抵消，导致这些因子与 Pn 的相关系数发生了较大的变化，如，6 月、7 月和 8 月 RH 对 Pn 的直接作用均为正值，但都被其通过其他因子的间接负作用所掩盖，造成 RH 与 Pn 的相关系数为负值，这表明各生理生态因子对 Pn 作用的复杂性和综合性。

另外，分析表 1 中各生态生理因子对葡萄叶片 Pn 作用的决策系数(R^2)，确定出不同月份影响 Pn 的主要决定因子和限制因子。决策系数最大的为主要决定因子，而决策系数小且为负值的为主要限制因子（靳甜甜等，2011）。对决策系数排序分析后可知，在各月影响葡萄叶片 Pn 的生理生态因子不尽相同，主要决定因子 6 月、8 月和 9 月为 T，而 7 月为 Gs；主要限制因子 6 月为 VPD，7 月为 T_a，8 月和 9 月为 Ci，同时还受其他生理生态因子的共同作用。

表 1 净光合速率与生理生态因子间的相关系数、通径系数和决策系数

Table1 Correction coefficients, path coefficients and decision coefficients between Pn and physo-ecological factors

月份 Month	生理生态因子 Physo-ecological factor	相关系数 Correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient								决策系数 R^2
				T_a	PAR	RH	VPD	T	Gs	Ci	合计 Total	
6 月 June	T_a	0.864**	0.236		0.180	-0.045	-0.071	0.246	0.213	0.106	0.629	0.352
	PAR	0.947**	0.207	0.206		-0.036	-0.055	0.278	0.243	0.104	0.74	0.349
	RH	-0.802**	0.047	-0.227	-0.160		0.067	-0.227	-0.199	-0.103	-0.849	-0.078
	VPD	0.624**	-0.080	0.211	0.142	-0.039		0.176	0.134	0.081	0.705	-0.106
	T	0.976**	0.298	0.194	0.193	-0.036	-0.047		0.267	0.105	0.676	0.493
	Gs	0.958**	0.279	0.180	0.180	-0.034	-0.038	0.285		0.104	0.681	0.457
	Ci	-0.903**	-0.123	-0.204	-0.175	0.039	0.052	-0.255	-0.237		-0.78	0.207
7 月 July	T_a	0.746**	-0.069		0.079	-0.011	0.134	0.161	0.503	-0.052	0.814	-0.108
	PAR	0.917**	0.097	-0.056		-0.009	0.090	0.193	0.644	-0.043	0.819	0.168
	RH	-0.538**	0.013	0.057	-0.065		-0.111	-0.117	-0.365	0.049	-0.552	-0.014
	VPD	0.468**	0.154	-0.060	0.057	-0.009		0.099	0.263	-0.035	0.315	0.120
	T	0.973**	0.213	-0.052	0.088	-0.007	0.072		0.704	-0.043	0.762	0.370
	Gs	0.979**	0.731	-0.047	0.085	-0.006	0.055	0.205		-0.044	0.248	0.897
	Ci	-0.605**	0.069	0.052	-0.060	0.009	-0.078	-0.133	-0.463		-0.673	-0.088
8 月 August	T_a	0.820**	0.096		0.165	-0.045	-0.022	0.403	0.272	-0.047	0.726	0.148
	PAR	0.907**	0.189	0.084		-0.045	-0.021	0.455	0.296	-0.049	0.720	0.307
	RH	-0.735**	0.063	-0.069	-0.136		0.014	-0.383	-0.278	0.052	-0.80	-0.097
	VPD	0.729**	-0.024	0.089	0.164	-0.037		0.361	0.219	-0.042	0.754	-0.036
	T	0.982**	0.505	0.077	0.170	-0.048	-0.017		0.344	-0.048	0.478	0.737
	Gs	0.958**	0.360	0.073	0.155	-0.049	-0.015	0.483		-0.049	0.598	0.560
	Ci	-0.781**	0.061	-0.075	-0.153	0.054	0.017	-0.398	-0.288		-0.843	-0.099

9 月	T_a	0.687**	0.142		0.094	0.031	-0.051	0.318	0.191	-0.040	0.543	0.175
September	PAR	0.819**	0.113	0.118		0.033	-0.043	0.379	0.258	-0.040	0.705	0.172
	RH	-0.766**	-0.040	-0.110	-0.093		0.038	-0.353	-0.251	0.043	-0.726	0.060
	VPD	0.607**	-0.053	0.136	0.091	0.029		0.283	0.158	-0.036	0.661	-0.067
	T	0.989**	0.484	0.093	0.089	0.029	-0.031		0.361	-0.035	0.506	0.723
	Gs	0.963**	0.374	0.073	0.078	0.027	-0.022	0.467		-0.032	0.591	0.580
	Ci	-0.776**	0.047	-0.119	-0.095	-0.037	0.041	-0.359	-0.254		-0.823	-0.075

注：**表示极显著相关（P<0.01）；*表示显著相关（P<0.05）。

Note : ** indicates extremely significant correlation (P<0.01) ; * indicates significant correlation (P<0.05).

2.4 葡萄叶片净光合速率与生理生态因子之间的时滞效应

分析各月的葡萄叶片 Pn 对各生态因子的响应，发现葡萄叶片 Pn 与生态因子 T_a、PAR 和 VPD 呈“迟滞回环”的关系（图 4 左图），主要原因在于日进程中，生态因子的最大值相较于净光合速率的峰值有时间上的滞后现象(图 4 右图)。将日响应过程分为 3 个阶段(6:00—12:00、12:00—16:00、16:00—22:00）进行分析，第一阶段，随着生态因子的增强，葡萄叶片 Pn 也增加呈正相关关系；第二阶段，随着生态因子的进一步的增强，葡萄叶片 Pn 减小呈负相关关系；第三阶段，随着生态因子的减弱，葡萄叶片 Pn 继续减小，再次呈正相关关系。

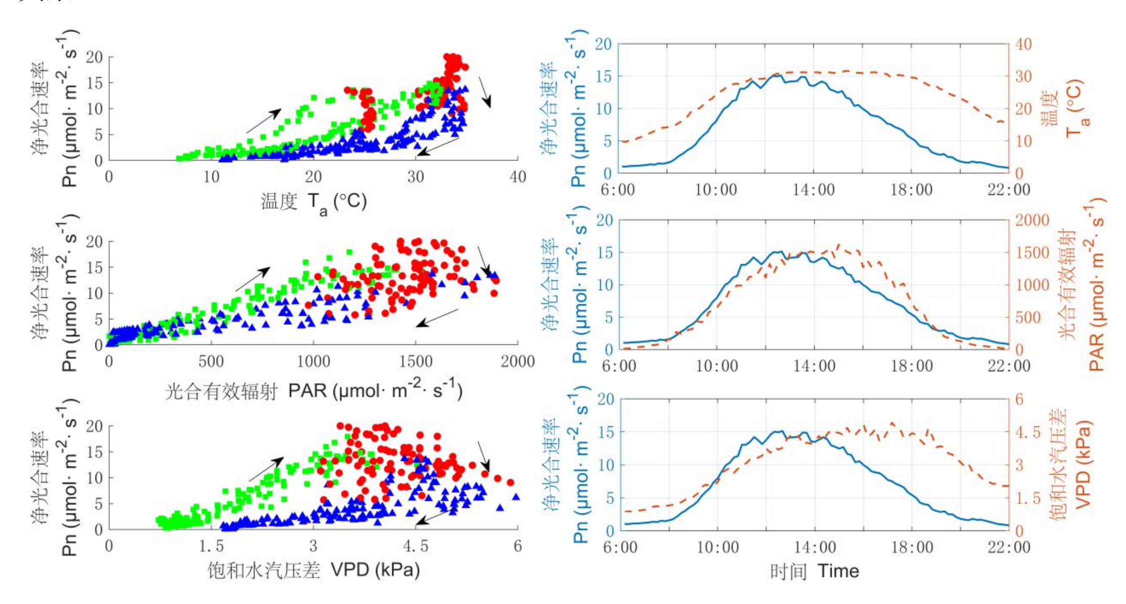


图 4 不同月份葡萄叶片净光合速率（Pn）对生态因子的响应

Fig.4 Responses of grape leaves net photosynthetic rate (Pn) to ecological factors in different months

分析各月的葡萄叶片 Pn 与各生理因子的响应，发现葡萄叶片 Pn 与生理因子 T、Gs 和 Ci 没有出现回环现象（图 5 左图），主要原因在于日变化过程中，生理因子和净光合速率有着相同的变化趋势，二者的峰值也大约出现在同一时刻（图 5 右图）。葡萄叶片 Pn 与 T 和 Gs 呈线性关系，且 R^2 都在 0.85 以上，二者能很好的解释葡萄叶片 Pn 的动态变化规律。而葡萄叶片 Pn 与 Ci 则呈指数函数关系，R^2 约为 0.53。

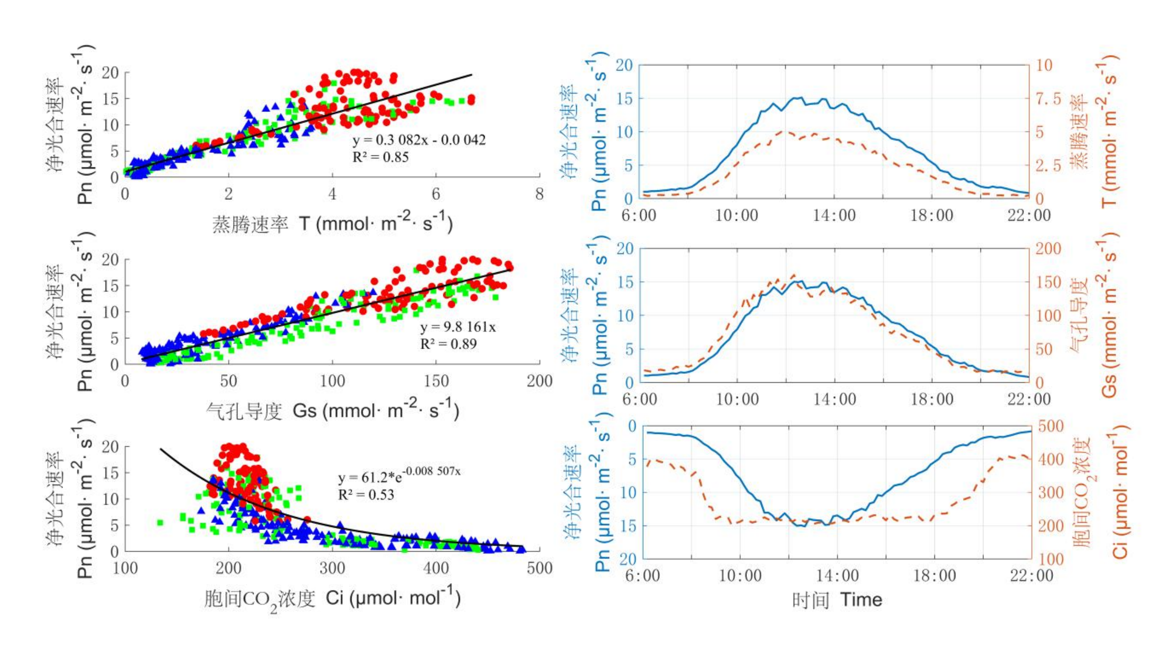


图 5 不同月份葡萄叶片净光合速率（Pn）对生理因子的响应

Fig.5 Responses of grape leaves net photosynthetic rate (Pn) to physiological factors in different months

3 讨论与结论

3.1 葡萄叶片净光合速率的变化分析

光合作用作为植物基本的功能，对植物的生长发育和全球的碳水循环起着重要的作用（于贵瑞等，2004；Linus et al., 2020）。植物的光合作用日变化一般分为单峰型、双峰型、多峰型和平坦型（王红平等，2020）。净光合速率是植物生长和生产的重要指标，在西北干旱区 6-9 月的葡萄叶片净光合速率日变化总体呈先升高、再降低的单峰型变化规律，未出现光合“午休”现象。这与先前研究中干旱沙区的沙木蓼和罗布麻的光合特性以及半干旱区油蒿的光合作用日变化结果一致（宁虎森等，2014；李媛等，2015）。一般植物出现光合“午休”现象有气孔限制和非气孔限制两种原因（Chandra, 2018）。气孔限制是指强辐射、高温、高饱和水气压差的情况下叶片为减少蒸腾维持植物水分平衡，气孔部分关闭限制了 CO_2 的扩散和同化引起的净光合速率下降。而非气孔限制是长时间光能过剩导致植物光呼吸作用加强、光抑制现象发生等造成的净光合速率下降。葡萄田地的定期灌溉（见图 6）使作物的土壤水资源充沛，在极端的环境因子作用下，叶片气孔未受到水分胁迫出现部分气孔关闭。韩拓（2020）对干旱绿洲植物碳水耦合机制研究中并未发现西北干旱绿洲植物有光抑制现象。因此本研究中的葡萄叶片净光合速率没有受到气孔限制和非气孔限制导致的净光合速率下降。而是从早到晚，随着辐射增强、温度升高等为光合作用提供基本能源并激活光合作用酶，使净光合速率开始升高，之后随着辐射的减弱和温度的降低，净光合速率也随即下降。

伴随着环境水热条件变化以及植物的生长发育，必然会引起植物光合作用的变化（程汉亭等，2018），6—8 月，随着适宜的环境温度和湿度条件的满足，加上叶片结构和功能的完善，植物的光合作用增强。在 8 月浆果成熟期净光合速率的日峰值和平均值均最大，有机物积累最多，有助于葡萄果实的饱满和甘甜。到 9 月随着辐射和温度等的减弱，同时叶片逐渐衰老，植物光合能力也降低。之后，葡萄叶片变黄，逐渐凋落，进入休眠期，埋入地下冬藏以防冻害和风干。

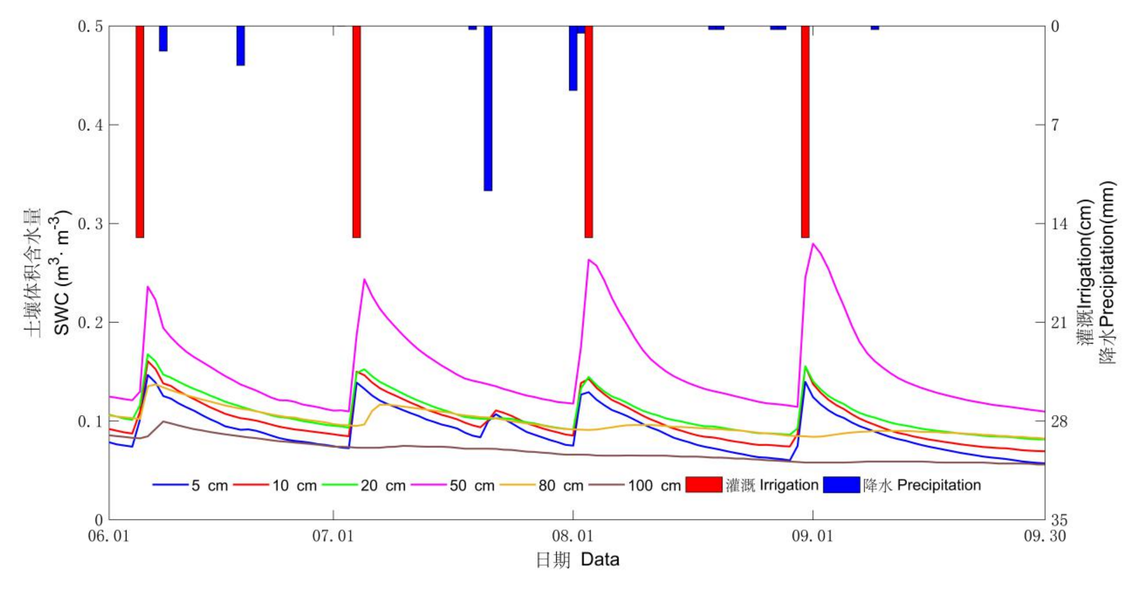


图 6 6—9 月降水和灌溉对土壤体积含水量的影响

Fig 6 Effects of precipitation and irrigation on soil volumetric water content from June to September

3.2 葡萄叶片净光合速率与生理生态因子之间的关系分析

自然条件下，植物的光合作用受生理生态因子的共同作用（Gago et al., 2013）。本研究中，西北干旱区各月葡萄叶片净光合速率与各生理生态因子都呈极显著相关关系，通径分析的结果与相关性分析的结果基本一致，蒸腾速率和气孔导度是影响 6—9 月份葡萄叶片净光合速率变化的最主要因子，同时还受其他因子的直接和间接作用。这与刁松锋等（2014）研究发现影响无患子净光合速率变化的最重要生理生态因子为气孔导度，以及姜霞等（2019）报道的不同生育期盐肤木光合作用主要受气孔导度、光合有效辐射和蒸腾速率的影响研究结果相似。气孔作为光合作用过程中气体交换的重要枢纽，会直接调控净光合速率和蒸腾速率（Medlyn, 2001）。在日进程中随着外界环境因子的变化气孔在维持最大的碳同化情况下保证最少的蒸腾，因此彼此之间相互关联、相互制约存在较密切的关系。

一直以来，植物净光合速率变化与生理生态因子之间的关系被广泛研究（Bassow et al.,1998; Fang et al., 2021），但对全天分时段模式的净光合速率与生理生态因子的关系研究甚少。本研究发现，全天不同时段葡萄叶片净光合速率对各生理生态因子的响应存在显著差异，此结果有助于更好地理解葡萄叶片净光合速率在不同环境条件下的变化机制。葡萄叶片净光合速率与各生态因子的响应，在第一阶段，随着生态因子的增强，净光合速率也升高且比生态因子提前达到峰值，第二阶段，在生态因子进一步增强时净光合速率已经开始下降，第三阶段，生态因子也变弱，净光合速率继续下降，导致葡萄叶片净光合速率与各生态因子的关系出现“迟滞回环”现象。其中第一阶段的回归斜率明显高于第三阶段（图 4），说明上午的净光合速率比下午的净光合速率对生态因子的变化更加敏感。在第二阶段空气温度较高，整体都在 30℃以上，而植物光合作用最适宜的温度一般都在 25~30 ℃（徐超等，2021），过高的温度会使一系列光合作用酶钝化或失去活性，甚至会改变叶片气孔开度，因此在这个时间段葡萄叶片净光合速率没有随环境因子的进一步增强继续增加。而葡萄叶片净光合速率与各生理因子没有出现“迟滞回环”现象，主要在于气孔对植物的净光合速率和蒸腾速率进行同步调控，因此蒸腾速率和气孔导度与净光合速率在时间上具有良好的同步性和相同的变化趋势。在本研究中对主要生长季葡萄叶片净光合速率对各生理生态因子的时滞效应进行了统一分析，之后可以分月份和季节进行更加详尽的研究，这对我们提高植物生理过程与各影响因子之间关系的认识大有帮助。

综上，大田自然条件下的6—9月的葡萄叶片净光合速率日变化总体呈先上升、后降低的单峰型变化特征。各月的净光合速率日峰值和平均值从大到小排序均为8月、7月、6月和9月。葡萄叶片净光合速率主要受生理因子蒸腾速率和气孔导度的影响，但同时还受其他因子的综合影响。因此，在培育生产时，要通过调节某种生理或生态因子来提高植物光合作用时，需要充分考虑该因子本身及其通过改变其他因子对光合作用产生的所有直接和间接作用。干旱区生态环境脆弱，对葡萄的栽培和生产科学化管理将会对当地农民带来长远的效益。

参考文献

BASSOW SL, BAZZAZ FA, 1998. How environmental conditions affect canopy leaf-level photosynthesis in four deciduous tree species[J]. Ecol, 79(8):2660-2675.

CHANDRA B, JOE Q, BEERLING DJ, et al., 2018. Stomatal and non-stomatal limitations in savanna trees and C4 grasses grown at low, ambient and high atmospheric CO_2[J]. Plant Sci, 274:181-192.

CHEN L, AI J, WANG ZX, et al., 2011. Effect of drought stress on photosynthesis light response curve of *Vitis amurensis*[J]. N Hortic, (6): 5-8. [陈丽，艾军，王振兴，等，2011. 干旱胁迫对山葡萄光合作用及光响应特性的影响[J]. 北方园艺，(6)：5-8.]

CHENG HT, LIQ F, LIU JK, et al., 2018. Seasonal changes of photosynthetic characteristics of Alpinia oxyphylla growing under *Hevea brasiliensis* [J]. Chin J Plant Ecol, 42(5): 73-82. [程汉亭，李勤奋，刘景坤，等，2018. 橡胶林下益智光合特性的季节动态变化[J]. 植物生态学报，42(5)：73-82.]

DIAO SF, SHAO WH, DONG RX, et al., 2014. Diurnal variation of photosynthesis and relationship with the eco-physiological factors of *Sapindus mukorossi*[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 34(4):828-834. [刁松锋，邵文豪，董汝湘，等，2014. 无患子光合生理日变化及其与生理生态因子的关系[J]. 西北植物学报，34(4)：828-834.]

DU JJ & CHEN ZW, 2010. Using SPSS linear regression to realize path analysis method[J]. Bull Biol, 45(2):4-6. [杜家菊和陈志伟，2010. 使用SPSS线性回归实现通径分析的方法[J]. 生物学通报，45(2)：4-6.]

DU J, 2012. The realization of path analysis in Excel and SPSS[J]. J Shaanxi Meteorol, 2012(1):15-18. [杜鹃，2012. 通径分析在Excel和SPSS中的实现[J]. 陕西气象，2012(1)：15-18.]

FANG W, FEN Z, XIAO HG, et al., 2021. Seasonal variations in leaf-level photosynthesis and water use efficiency of three isohydric to anisohydric conifers on the Tibetan Plateau[J]. Agric Forest Meteorol, s 308–309.

GAGO J, COOPMAN RE, CABRERA HM, et al., 2013. Photosynthesis limitations in three fern species[J]. Physiol Plant, 149(4)(-):599-611.

HAN T, 2020. Research of carbon-water coupling mechanisms of typical vegetation in an arid oasis ecosystem[D]. Lanzhou: Lanzhou University: 14-17. [韩拓，2020. 干旱绿洲典型植物碳水耦合机制研究[D]. 兰州：兰州大学：14-17.]

HU HY & WANG ZP, 2016. The effects of water stress on photosynthetic characteristics of cabernet sauvignon[J]. Water Saving Irrig, (2): 18-22. [胡宏远和王振平，2016. 水分胁迫对赤霞珠葡萄光合特性的影响[J]. 节水灌溉，(2)：18-22.]

JIANG X, SU CH, WU SL, et al., 2019. Photosynthetic characteristics of *S. sylvestris* in different growth periods and its relationship with main environmental factors[J]. Jiangsu Agric Sci, 47(19):155-160. [姜霞，苏春花，伍生磊，等，2019. 盐肤木不同生育期光合特性及其与主要环境因子的关系[J]. 江苏农业科学，47(19)：155-160.]

JIN TT, FU BJ, LIU GH, et al.,2011. Diurnal changes of photosynthetic characteristics of

Hippophae rhamnoides and the relevant environment factors at different slope locations[J]. Acta Ecol Sin, 31(7):1783-1793.[靳甜甜，傅伯杰，刘国华，等，2011. 不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子[J]. 生态学报，31(7)：1783-1793.]
LANGE OL, SCHULZE ED, KAPPEN L, et al., 1975. Photosynthesis of desert plants as influenced by internal and external factors[J]. Springer Berlin Heidelberg, 12:121-143.
LI Y, CHA TS, JIA X, et al., 2015. Photosynthetic characteristics of typical desert plant *Artemisia ordosica* in semi-arid region[J]. Chin J Ecol, 34(1):86-93. [李媛，查天山，贾昕，等，2015. 半干旱区典型沙生植物油蒿(*Artemisia ordosica*)的光合特性[J]. 生态学杂志，34(1)：86-93.]
LINUS DR, FRAN L, LUIS SR, et al., 2020. Woody tissue photosynthesis increases radial stem growth of young poplar trees under ambient atmospheric CO_2 but its contribution ceases under elevated CO_2[J]. Tree Physiol, 40(11):1572-1582.
LIU HX, 2007. Study on response of temperature stress cross adaptation to photosynthetic physiology of grape leaves[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University: 1-24. [刘海霞，2007. 温度逆境交叉适应对葡萄叶片光合生理响应的研究[D]. 呼和浩特市：内蒙古农业大学：1-24.]
LIU MX, XIA SJ, MU RL, et al., 2020. Seasonal variation of photosynthetic characteristics of three typical green plant species in central Loess Plateau[J]. Chin J Ecol, 39(12): 4098-4109. [刘旻霞，夏素娟，穆若兰，等，2020. 黄土高原中部三种典型绿化植物光合特性的季节变化[J]. 生态学杂志，39(12)：4098-4109.]
LIU JM, HUANG LT, MIAO XF, et al., 2020. Relationship between diurnal changes of photosynthetic characteristics and environmental factors of *Drepanostachyum luodianense* in different seasons[J]. J AnHui Agric Univ, 47(1): 62-69. [刘济明，黄路婷，廖晓锋，等，2020. 不同季节小蓬竹光合特性日变化及其与环境因子的关系[J]. 安徽农业大学学报，47(1)：62-69.]
LIU JZ, 2020. Effects of water stress on photosynthetic characteristics of different leaf age leaves of *Cabernet sauvignon* grape[D]. Ningxia: Ningxia University: 1-47. [刘竞择，2020. 水分胁迫对赤霞珠葡萄不同叶龄叶片光合特性的影响[D]. 宁夏：宁夏大学：1-47.]
LONG SP, ZHU XG, NAIDU SL, et al., 2010. Can improvement in photosynthesis increase crop yields?[J]. Plant Cell Environ, 29(3): 315-330.
LUO HB, MA L, DUAN W, et al.,2010. Influence of heat stress on photosynthesis in *vitis vinifera* L. cv. cabernet sauvignon[J]. China Agric Sci, 43(13):2744-2750. [罗海波，马苓，段伟，等，2010. 高温胁迫对‘赤霞珠’葡萄光合作用的影响[J]. 中国农业科学，43(13)：2744-2750.]
MA X, DONG P, JIANG JY, et al., 2018. Diurnal variation of photosynthesis rate of *Xanthoceras sorbifolia* and correlation with eco-physiological factors[J]. SW Chin J Agric Sci, 31(6): 1267-1271. [马新，董鹏，姜继元，等，2018. 文冠果光合生理日变化及其与生理生态因子的相关性研究[J]. 西南农业学报，31(6)：1267-1271.]
MEDLYN BE, BARTON CVM, BROADMEADOW MSJ, et al., 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO_2 concentration: a synthesis[J]. New Phytol, 149: 247-264.
NING HS, JI XM, SUN HY, et al., 2014. Photosynthetic characteristics and related influencing factors of four plants in arid sand area[J]. J NW A & F Univ (Nat Sci Ed), 42(11):113-120. [宁虎森，吉小敏，孙慧瑛，等，2014. 干旱沙区 4 种植物的光合日变化及其影响因子[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，42(11)：113-120.]
SHI R, SU PY, ZHOU ZJ, et al., 2019. Diurnal variation of photosynthesis of dominant species in

alpine plant communities and its relationship with environmental factors[J]. J Desert Res, 39(4):46-53. [侍瑞，苏培玺，周紫鹃，等，2019. 高寒植物群落优势种光合日变化及其与环境因子的关系[J]. 中国沙漠，39(4)：46-53.]
SUN C, LI LG, LIU YX, et al., 2019. Effects of different rootstocks on photosynthesis of wine grape ‘Syrah’ under drought stress[J]. Nor Hortic, (10): 44-50. [孙聪，李连国，刘勇翔，等，2019. 干旱胁迫下不同砧木对酿酒葡萄‘Syrah’光合作用的影响[J]. 北方园艺，2019(10)：44-50.]
SUN M, MA DY, JI LJ, et al., 2017. Effect of different nutrient supply on photosynthesis and fruit growth in ‘muscat hamburg’ grarpe[J]. Nor Hortic, (2): 16-22. [孙美，马丹阳，姬利洁，等，2017. 不同养分供应量对“玫瑰香”葡萄光合作用及果实生长发育的影响[J]. 北方园艺，(2)：16-22.]
TAO LQ, 2020. Research on the processing technology of seedless concentrated juice[D]. Shihezi: Shihezi University: 1-4. [陶立强，2020. 无核白浓缩汁加工工艺的研究[D]. 石河子：石河子大学：1-4.]
WANG HP, LIU XL, DONG T, et al., 2020. Effects of different dwarfing interstocks on photosynthetic physiological characteristics of ‘Changfu 2’ apple leaves[J]. SW Chin J Agric Sci, 29(5):700-708. [王红平，刘兴禄，董铁，等，2020. 不同矮化中间砧对‘长富 2 号’苹果叶片光合生理特性的影响[J]. 西北农业学报，29(5)：700-708.]
WANG ZX, CHEN L, AI J, et al., 2014. Effects of different drought stress on photosynthesis and activity of photosystem II in Leaves of Amur Grape (*Vitis amurensis*)[J]. J Plant Physiol, 50(8): 1171-1176. [王振兴，陈丽，艾军，等，2014. 不同干旱胁迫对山葡萄的光合作用和光系统 II 活性的影响[J]. 植物生理学报，50(8)：1171-1176.]
WEN Q, HAN W, MA XH, et al.,2019. Relationship between diurnal variation characteristics of net photosynthetic rate of summer Oak in autumn and physiological and ecological factors in Urumqi[J]. J Xinjiang Norm Univ (Nat Sci Ed), 38(1):6-12. [文强，韩炜，马霄华，等，2019. 乌鲁木齐市秋季夏橡净光合速率日变化特征与生理生态因子的关系[J]. 新疆师范大学学报(自然科学版)，38(1)：6-12.]
XU C, 2021. Study on the mechanism and simulation of the effect of high temperature in the seedling stage on the growth and fruit quality of strawberry[D]. Nanjing: Nanjing Univ Inform Sci & Technol:2-8. [徐超，2021. 苗期高温对草莓生长发育和果实品质的影响机理及模拟研究[D]. 南京：南京信息工程大学：2-8.]
XU DQ, 1999. Photosynthetic rate, photosynthetic efficiency and crop yield[J]. Bull Biol, 1999(8): 11-13. [许大全，1999. 光合速率、光合效率与作物产量[J]. 生物学通报，1999(8)：11-13.]
YANG ZS, ZHANG Q, HAO XC, et al., 2015. Stomatal or non-stomatal limitation of photosynthesis of spring wheat flag leaf at late growth stages under natural conditions in semiarid rainfed regions[J]. Chin J Eco-Agric, 23(2):174-182. [杨泽粟，张强，郝小翠，等，2015. 自然条件下半干旱雨养春小麦生育后期旗叶光合的气孔和非气孔限制[J]. 中国生态农业学报，23(2)：174-182.]
YU GR, WANG QF, YU ZL, et al., 2004. Research on water-carbon coupling cycle and process management in terrestrial ecosystem[J]. Adv Earth Sci, 2004(5):831-839. [于贵瑞，王秋凤，于振良，等，2004. 陆地生态系统水—碳耦合循环与过程管理研究[J]. 地球科学进展，2004(5)：831-839.]